Les Relations systématiques entre Loasacées et Bégoniacées se vérifient-elles du point de vue caryologique ?

Par J. Hamel.

Les familles des Loasacées et des Bégoniacées sont placées, l'une près de l'autre, dans l'ordre des Pariétales, par Engler et Prantl et par Wettstein.

Au contraire, de Candolle sépare très nettement ces deux familles. D'après lui, les Loasacées seraient voisines des Passifloracées et des Turnéracées.

Pour van Tieghem, les Loasacées forment une famille, très particulière il est vrai, de l'ordre des Ombellinées, qui groupent des plantes à graines unitegminées ; les Bégoniacées ayant deux enveloppes à leurs graines, sont des bitegminées de l'ordre des Castaneinées.

Rendle laisse dans l'ordre des pariétales les Loasacées malgré qu'elles n'aient qu'une enveloppe à leurs graines ce qui les distingue des autres familles dont les graines possèdent deux téguments. Il place, dans l'ordre des Cucurbitales, les Bégoniacées. Toutefois, il fait remarquer que l'affinité de cette famille est obscure, et que par la placentation pariétale caractéristique du genre *Hillebrandia*, par l'ovaire qui est infère, elle pourrait se relier aux Loasacées.

Hutchinson, fait, lui aussi, des Bégoniacées, une famille de l'ordre des Cucurbitales, mais il considère que les Loasacées ont des caractères si particuliers qu'il convient de les placer avec les Turnéracées dans l'ordre spécial des Loasales.

Il était alors intéressant de voir si les caractères caryologiques pouvaient mettre en évidence la parenté possible entre Bégoniacées et Loasacées, ou si, au contraire, les aspects du noyau au repos et ceux de la mitose offraient des différences suffisantes pour donner raison aux auteurs qui n'admettent pas d'affinités entre ces deux familles.

Pour cette étude, j'ai utilisé dix espèces du genre *Begonia* choisies dans les collections des serres du Muséum et neuf espèces de Loasacées prises dans les genres *Gronovia*, *Mentzelia*, *Loasa*, *Cajophora* et *Blumenbachia* cultivées à l'École de Botanique.

Les 15 genres des Loasacées sont répartis par Gilg en trois sous-familles. Le genre *Gronovia* fait partie de la première, dite des Gronovioïdées ; à celles des Mentzélioïdées appartient le genre *Mentzelia;* enfin les genres *Loasa*, *Cajophora* et *Blumenbachia* sont parmi les Loasoïdées.

1° *Le noyau et la mitose du genre Begonia.*

Le noyau interphasique de *Begonia* présente, limité par une fine membrane, un caryoplasme clair, non structuré, entourant un nucléole généralement sphérique. Le long de la paroi nucléaire sont disposés des granules chromatiques plus ou moins punctiformes ; leur nombre est, le plus souvent inférieur, en tous cas jamais supérieur, à celui des chromosomes métaphysiques. On peut admettre que chacun de ces granules correspond à un chromosome. Après la réaction de Feulgen, le caryoplasme n'apparaît pas teinté en rose même très pâle, tandis que les grains chromatiques sont colorés en rouge.

L'évolution de ces grains chromatiques au cours de la mitose montre qu'il s'agit de prochromosomes tels qu'Eichhorn les a définis chez *Cochlearia* ou chez *Begonia pictaviensis.* Pendant la prophase, chaque prochromosome se transforme en chromosome par un simple accroissement de taille, en demeurant toujours homogène. Dans certaines espèces — comme *Begonia longipes* Hook., *B. angularis* Raddi, par exemple — où les chromosomes ont l'aspect d'olives légèrement allongées, ce processus prophasique est très réduit : en même temps que le noyau tout entier double de volume, les prochromosomes doublent leur taille, comme s'il y avait une hydratation générale du noyau, et deviennent plus chromatiques.

Chez *B. nelumbiifolia* Chamb. et Cheich., *B. incana* Lindl., *B. heracleifolia* Chamb. var. *longipila*, les phénomènes sont plus complexes car les chromosomes sont des batônnets courts et gros. Il y a d'abord un accroissement général du volume, puis un allongement progressif des prochromosomes qui deviennent ainsi des chromosomes demeurant toujours également chromatiques sur toute leur longueur.

A la métaphase, la membrane nucléaire ayant disparu, les chromosomes, disposés sur un même plan, se clivent. Souvent deux chromosomes fils quittent la plaque équatoriale avant les autres qui les rejoignent bientôt pour gagner les pôles. Après le clivage métaphasique, les chromosomes fils des espèces à chromosomes en olive, ont l'aspect des prochromosomes initiaux. Pour les autres, on assiste à une diminution graduelle de leur taille, qui s'achève à la télophase, où l'on retrouve les prochromosomes reprenant leur place près de la membrane nucléaire qui a réapparu.

Le nucléole porte généralement une protubérance, qui ne peut être confondue avec les prochromosomes. Durant toute la prophase, elle reste inchangée, accolée au nucléole qui ne se modifie pas. Celui-ci ou bien disparaît à la fin de la prophase, ou bien persiste pendant la métaphase ; il s'étire alors de part et d'autre de la plaque équatoriale, donnant deux nucléoles fils, qui s'effacent au début de l'anaphase. A la télophase, deux ou trois petites masses nucléolaires réapparaissent et se fusionnent bientôt en un nucléole unique.

2° *Le noyau et la mitose du genre Gronovia.*

La seule espèce étudiée dans ce genre, *Gronovia scandens* L., possède 76 chromosomes en forme de bâtonnets plus ou moins incurvés.

Les noyaux méristèmatiques, assez volumineux, montrent dans une caryolymphe incolore, des granules chromatiques dont la plupart sont punctiformes et quelques-uns deux ou trois fois plus gros. Le nucléole est généralement unique, souvent creusé de vacuoles ; il porte une protubérance qui, après la réaction de Feulgen et coloration au vert-lumière, ou après la double coloration de Yu, se distingue, par sa teinte vert-pâle, des grains chromatiques colorés en rouge.

Dans l'ensemble, le noyau rappelle celui décrit par Eichhorn pour les *Crambe.* Mais les grains chromatiques, au lieu d'être des prochromosomes comme chez les *Crambe,* sont ici des euchromocentres. En effet, au cours de la prophase, chaque granule devient un chromosome par l'adjonction de courtes bandes achromatiques qui se chromatinisent progressivement. Le grand nombre des euchromocentres ne permet pas d'observer nettement, dès le début de la prophase, l'individualité de chacun des futurs chromosomes. Le clivage des chromosomes se fait à la métaphase. Le nucléole disparaît au début de celle-ci. Avec l'anaphase commence la déchromatisation progressive des chromosomes dont les extrémités s'estompent. Ce processus s'achève à la télophase, en même temps qu'apparaissent deux ou trois petits nucléoles qui se fusionnent bientôt.

Les noyaux quiescents se reconnaissent par une pulvérisation sur place en très fines granulations de quelques masses chromatiques.

3° *Le noyau et la mitose du genre Mentzelia.*

Ce genre est caractérisé par un noyau à euchromocentres tout à fait analogue à celui des *Acacia* qu'Eichhorn prend pour type de ce noyau.

Dans une caryolymphe claire, des euchromocentres sont disposés le long de la paroi nucléaire. Chacun d'eux se transforme en chro-

mosome par l'acquisition d'une substance d'abord achromatique qui se dispose de part et d'autre en longues bandes. Celles-ci se raccourcissent progressivement en devenant colorables, si bien que le chromosome définitif a l'aspect d'un bâtonnet aux extrémités légèrement effilées.

Chez *Mentzelia humilis* Darlington, deux des chromosomes portent à une de leurs extrémités un satellite. A l'anaphase les chromosomes fils diminuent peu à peu de volume en même temps qu'ils « paraissent baigner dans une substance plus dense que le cytoplasme environnant qui ne retient pas le colorant » (Eichhorn).

Le nucléole porte une protubérance très nette chez les deux *Mentzelia* pris dans la section des Bartonia et n'en porte pas chez *M. Lindleyi* Torr. et Gray qui fait partie de la section des *Trachyphytum.* Il disparaît à la fin de la prophase — mais chez *M. decapetala* Urb. et Gilg il peut persister jusqu'au début de l'anaphase : il se comporte alors comme chez les *Begonia.* Deux ou trois masses nucléolaires se forment à la télophase pendant que les euchromocentres reprennent leur place près de la paroi nucléaire.

Dans les noyaux quiescents, les euchromocentres paraissent se fusionner pour donner quelques masses chromatiques de forme irrégulière.

4º *Le noyau et la mitose dans les genres Loasa et Blumenbachia.*

Ces deux genres possèdent des noyaux qui ne diffèrent que par quelques détails. Après fixation au liquide de Helly, les noyaux présentent un caryoplasme non réticulé ; ni granuleux mais qui n'est pas homogène : il est épaissi comme grumeleux ou floconneux et il se teinte en rose pâle après la réaction de Feulgen. Avec le fixateur de Nawashin, cet aspect s'accentue jusqu'à donner parfois l'apparence d'une ébauche de réseau, qu'on ne peut cependant confondre avec un reticulum.

Le nucléole, unique généralement, porte une protubérance que l'on distingue aisément des grains chromatiques après fixation au liquide de Nawashin et coloration à l'hématoxyline : elle apparaît grise comme le nucléole, alors qu'ils sont colorés en noir-violacé. Les grains chromatiques, accolés à la paroi nucléaire, sont des euchromocentres. Dans les *Loasa* ils sont de tailles différentes et certains sont assez volumineux. Chez *Blumenbachia,* ils sont tous égaux et ont une taille analogue à celle des plus gros chromocentres de *Loasa.* Ce sont des euchromocentres. En effet, au cours de la prophase, chaque chromocentre devient un chromosome par l'apport d'une substance d'abord peu colorable, qui se condense sous forme de ruban, plus ou moins long suivant la taille du granule chromatique qui persiste dans le noyau interphasique. Parfois, pour les plus gros d'entre eux, ces rubans sont bifides, plus ou

moins fourchus cependant que le chromosome qui en dérive est homogène et non fissuré. Peu à peu ces bandes deviennent aussi chromatiques que l'euchromocentre et les chromosomes ont l'aspect d'un bâtonnet plus ou moins incurvé. Chez *Loasa*, deux d'entre eux sont plus longs que les autres. Chez *Blumenbachia*, ils sont tous semblables, courts et trapus.

Le clivage se fait à la métaphase. La déchromatisation commence à l'anaphase et se termine à la télophase, montrant à nouveau la structure hétérogène du chromosome.

5° *Le noyau et la mitose dans le genre Cajophora.*

Ce genre qui, dans l'Index de Kew, est considéré comme synonyme du genre *Blumenbachia*, possède un noyau très différent de ceux qui caractérisent les autres genres. En effet, une granulation, formée par deux éléments colorables, mais différant par leur taille — des chromocentres de taille appréciable se détachant sur une poussière chromatique — baigne dans tout le caryoplasme, entourant un nucléole volumineux ou deux ou trois nucléoles plus petits. A la prophase, on voit des chromocentres et les fins granules se disposer en bandes zigzagantes perdant progressivement leur structure hétérogène, comme s'ils s'unissaient intimement les uns aux autres. En même temps qu'elles s'épaississent, ces bandes prennent un contour plus régulier, s'orientent parallèlement autour du nucléole et près de la membrane. Puis on voit apparaître une fissuration longitudinale, première ébauche du clivage qui s'effectuera à la métaphase, peu après le ou les nucléoles disparaissent. Chacune des bandes correspond à un chromosome. Celui-ci a la forme d'un ruban plus ou moins long, droit ou dessinant soit un J soit un U à branches plus ou moins ouvertes.

Chez *Cajophora lateritia* Klotzsch, la seule espèce étudiée dans ce genre, on rencontre deux satellites que l'on retrouve durant toute l'anaphase : les chromosomes fils semblent, en effet, se modifier très peu. A la télophase, les chromosomes se désagrègent progressivement en granules disposés d'abord suivant des bandes entourant les nucléoles qui viennent de réapparaître. Puis les granulations occupent à nouveau tout l'espace libre entre les nucléoles et la paroi nucléaire.

6° *Liste des nombres chromosomiques trouvés dans le genre Begonia et dans les différents genres étudiés de Loasacées.*

a) Dans le genre *Begonia*.

Au sein d'une même section, il semble y avoir une homogénéité dans la forme et dans le nombre de chromosomes : parmi les 10 espèces que j'ai étudiées, 3 sont de la section *Magnusia*, elles possèdent 24 chromosomes en bâtonnets, 4 sont de la section *Prit-*

zelia : une d'entre elles possède 54 chromosomes, les 3 autres 36, en forme d'olive légèrement allongée.

D'après les résultats des différents auteurs : (Heitz (E.), 1927, *Abhandl. naturw. Ver. Hamburg* 21, p. 47 ; Pastrana (M.-D.), 1932, *Amer. Journ. Bot.*, 19 ; Mereminski (M.), 1936, *Bull. Acad. polon. Sc. et Lettres*, série B, 1 ; Matsuura (H.), et Okuno (S.) 1936, *Jap. Journ. Genetics*, 12, p. 42 ; Eichhorn (A.), 1937, *C. R. Acad. Sc.* 204, 1082-1084 ; Hamel (J.), 1937, *Rev. Cyt. et Cytophys. végét.*, II, fasc. 4) et malgré l'imprécision des résultats de Heitz, il semble qu'il puisse exister, dans ce genre, deux séries polyploïdes, analogues à celles trouvées pour les Roses, les Chrysanthèmes et les Séneçons, et dont les chiffres de base seraient 6 et 7 :

			Séries de base 6	Séries de base 7
Section VI : Augustia.				
Begonia Dregei	2n = 28-30	(Heitz)	6 × 5	7 × 4
	26	(Matsuura et Okuno)		
Section XIII : Haagea.				
Begonia dipetala	2n = ca 28	(Heitz)		7 × 4 ?
— *Haageana*	2n = 24	(Matsuura et Okuno)	6 × 4	
Section XXVII : Petermannia.				
Begonia isoptera	2n = 24-28	(Heitz)	6 × 4	7 × 4
Secsion XXIX : Doratometra.				
Begonia hirsuta	2n = 24	(Matsuura et Okuno)	6 × 4	
Section XXX : Scheidweleria.				
Begonia luxurians	2n = > 20	(Heitz)		
Section XXXI : Ewaldia.				
Begonia rigida	2n = 26-28	(Heitz)		7 × 4 ?
Section XXXV : Lepsia.				
Begonia foliosa	2n = 50-60	(Heitz)	6 × 10	
— *Jamesoniana*	2n = 34-42	(Heitz)	6 × 7	7 × 6
Section XXXVII : Pritzelia.				
Begonia angularis Rad.	2n = 54	(Hamel)	6 × 9	
— *longipes* Hook.	2n = 36	(Hamel)	6 × 6	
— *dichotoma* Jacq.	2n = 36	(Hamel)	6 × 6	
	34-36	(Heitz)		
— *vitifolia* Schott	2n = 36	(Hamel)	6 × 6	
	33-36	(Heitz)		
— *coccinea*	2n = 21	(Matsuura et Okuno)		7 × 3
— *echinosepala*	2n = > 30	(Heitz)	6 × 5 ?	
— *sanguinea*	2n = 30-40	(Heitz)		
— *scandens*	2n = (36)-40	(Heitz)	(6 × 6)	
Section XL : Gaerdtia.				
Begonia undulata	2n = > 40	(Heitz)		
— *argyrostigma*	2n = > 40	(Heitz)		
— *maculata*	2n = 30-40	(Heitz)		
Section XLVII : Tittelbachia.				
Begonia fuchsioides	2n = 30	(Matsuura et Okuno)	6 × 5	
	> 40	(Heitz)		

Section LI : HUSZIA.				
Begonia Baumanii	2n = 24-28	(HEITZ)	(6 × 4)	(7 × 4)
Section LVI : MAGNUSIA.				
Begonia incana Lindley	2n = 24	(HAMEL)	6 × 4	
	28	(MEREMINSKI)		
— *nelumbiifolia*	2n = 24	(HAMEL)	6 × 4	
— *heracleifolia*				
var. *longipila*	2n = 24	(HAMEL)	(6 × 4)	
— *involucrata*	2n = > 20	(HEITZ)		
— *conchaefolia*	2n = 24-28	(HEITZ)	(6 × 4)	(7 × 4)
— *manicata*	2n = 24-30	(HEITZ)	(6 × 4-6 × 5)	
— *crassicaulis*	2n = ca 28	(HEITZ)		7 × 4 ?
— *coralinaefolia*	2n = 28	(HEITZ)		7 × 4
— *imperialis*	2n = 28-(30)	(HEITZ)	(6 × 5)	7 × 4
Section LVIII : DONALDIA.				
Begonia ulmifolia Wild	2n = 30	(MATSUURA OKUNO, (HAMEL).	6 × 5	
	24-28	(HEITZ)		
Section LX : BEGONIASTRUM.				
Begonia Schmidtiana Regel	2n = 32	(MATSUURA et OKUNO)		
	29-32	(HEITZ)		
	13	(PASTRANA)		
— *Evansiana*	2n = 28	(MATSUURA et OKUNO)		7 × 4
— *gracilis*	2n = 42	(MATSUURA et OKUNO)	6 × 7	7 × 6
— *acerifolia*	2n = 32-36	(HEITZ)	(6 × 6)	
— *incarnata*	2n = 60-70, ca 100	(HEITZ)	6 × 10 ?	7 × 10 ?
— *metallica* Smith	2n = 70	(HAMEL)		7 × 10
Espèces à affinités douteuses, ou dont la section n'a pu être déterminée, ou Hybrides.				
Begonia metallica (?)	2n = ca 28-30	(HEITZ)	6 × 5	7 × 4
— *venosa* SKAN.	2n = ca 28	(HEITZ)		
	30	(HAMEL)	6 × 5	
— *assamica*	2n = (24)-26-(28)	(HEITZ)	(6 × 4)	(7 × 4)
— *mexicana*	2n = 27-28	(HEITZ)		7 × 4 ?
— *cathayana*	2n = 20-24	(HEITZ)	6 × 4 ?	
— *Engleri*	2n = 20-24	(HEITZ)	6 × 4 ?	
— *Hemsleyana*	2n = 20-24	(HEITZ)	6 × 4 ?	
— *valida*	2n = 36-38	(HEITZ)	6 × 6 ?	
— *socotrana*	2n = 28	(MATSUURA et OKUNO)		7 × 4
— *carminata*	2n = 42	(MATSUURA et OKUNO)	6 × 7	7 × 6
— × *margarita*	2n = 52	(MATSUURA et OKUNO)		
— *argento guttata*	2n = 52	(MATSUURA et OKUNO)		
— *albo picta*	2n = 54	(MATSUURA et OKUNO)	6 × 9	
— × *hederaefolia*	2n = 28	(HEITZ)		7 × 4
— *Willsonii*	2n = 54	(MATSUURA et OKUNO)	6 × 9	
— × *semperflorens*	2n = 35-36-60-66	(MATSUURA et OKUNO)		
— × *Président Carnot*	2n = 56	(MATSUURA et OKUNO)		
— × *Rex*	2n = 33-34-42-43-44	(MATSUURA et OKUNO)		
— × *pictaviensis*	2n = ca 70	(EICHHORN)		(7 × 4)

b) *Chez les Loasacées.*

Les résultats pour les différents genres sont encore trop peu nombreux et trop fragmentaires pour qu'on puisse en tirer des conclusions, aussi bien pour une même section que pour l'ensemble d'un genre.

Voici les résultats numériques donnés par SUGIURA T. : 1931, *Tokyo bot. Magaz.*, 45, 853 ; 1936, *Proceed. imp. Acad. Tokyo*, 12,

144 ; 1936, *Cytologia*, VII, 544 ; 1936, *Tokyo bot. Mag.*, 51, 425 ; et par moi-même : 1938, *Rev. Cyt et Cytophys. végét.*, III, fasc. 2.

I. *Gronovia.*		
Gronovia scandens L.	2n = 76	(Hamel)
II. *Mentzelia*		
Section II : *Bartonia*		
Mentzelia decapetala Urb. et Gilg.	2n = 22	(Hamel)
Mentzelia humilis Darlington	2n = 18	(Hamel)
Section III : *Trachyphytum*		
Mentzelia Lindleyi Torr. et Gray	2n = 36	(Sugiura)
	26	(Hamel)
III. *Loasa*		
Loasa Erinus	2n = 40	(Sugiura)
Section IX : *Alatae*		
Loasa aurantiaca Urb. et Gilg.	2n = 24	(Sugiura)
Section : *saccatae*		
Loasa ferruginea Urb. et Gilg.	2n = 28	(Hamel)
Loasa triphylla Juss.	2n = 28	(Sugiura, Hamel)
Loasa vulcanica (= *L. triphylla* var. *vulcanica*)	2n = 28	(Sugiura)
Loasa hispida L. (= *L. urens* Jacq.)	2n = 30	(Sugiura)
IV. *Cajophora*		
Section II : *Dolichocarpae*		
Cajophora lateritia Klotzsch	2n = 16	(Hamel)
V. *Blumenbachia*		
Blumenbachia Hieronymi Schrad.	2n = 24	(Sugiura, Hamel)
Blumenbachia insignis Urb.	2n = 24	(Hamel)

Conclusions. — Le genre *Begonia*, caractérisé par un noyau à prochromosomes, donnant chacun un chromosome par simple accroissement de taille, diffère, du point de vue caryologique, des différents genres de Loasacées étudiés. Dans cette famille, le genre *Mentzelia* possède un noyau à euchromocentres typiques qui deviennent des chromosomes par l'adjonction de bandes, d'abord achromatiques qui, en se raccourcissant, deviennent colorables ; les genres *Gronovia*, *Loasa* et *Blumenbachia* dérivent de ce type de noyau : les seules différences sont liées à la diversité de la taille des éléments chromatiques dans le noyau interphasique ou à l'aspect plus ou moins condensé du caryoplasme ; le genre *Cajophora*, avec ses chromosomes en ruban, son noyau finement granuleux, se distingue nettement des autres genres.

Aucune parenté n'apparaît donc entre le genre *Begonia* et les Loasacées, comme les caractères systématiques importants pouvaient le laisser supposer. Il faudrait alors chercher, dans les diverses familles qui ont été rapprochées des Loasacées, s'il existe des liens caryologiques justifiant les idées de de Candolle, de van Tieghem, de Rendle ou d'Hutchinson.

Laboratoire de Culture du Muséum.